ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Erläuterungen zu Beccari's schematischer Darstellung einer *Myrmecodia*

Von

Dr. Rudolf Wagner (Wien)

Mit Subvention aus der Ponti-Widmung

(Mit 2 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Dezember 1916)

Die bekanntesten, auch habituell recht auffallenden Gattungen von Ameisenpflanzen gehören der riesigen, nach ihrer Gestalt ungemein veränderlichen Familie der Rubiaceen und innerhalb dieser der Tribus der Psychotrieen an: *Hydnophytum* und *Myrmecodia*, beide von William Jack[1] 1823 in seiner Arbeit »Account on *Lansium* and some other Genera of Malayan Plants« beschrieben[2] und abgebildet. Es sind epiphytische Sträucher mit knollenförmigen Stämmen und teils plumpen, starren, teils zierlichen, bogenförmig herabhängenden Zweigen, an welchen sich die Blütenstände nach Meinung der Autoren in axillärer Stellung entwickeln;[3] doch konnte ich unlängst den Nachweis führen, daß wenigstens bezüglich der *Hydnophytum*-Arten genannte Auffassung unrichtig ist, daß vielmehr Sympodien vorliegen. Soweit bis jetzt bekannt — untersucht sind nur *H. Hahlii* Rech. von der Insel

[1] Dieser Autor steht mit dem alemannischen Hepatikologen Joseph Bernhard Jack (1818—1901) in keinerlei verwandtschaftlichen Beziehungen, wie mir letzterer in den neunziger Jahren mündlich mitgeteilt hat.

[2] Trans. Linn. Soc., Vol. XIV, Part I, p. 114—130 mit Taf. IV.

[3] So Bentham et Hooker fil., Genera plantarum, Vol. II, p. 25 (Apr. 1873): »Floribus axillaribus«, bei *Myrmecodia* mit dem Zusatz »stipulis amplis occlusis«.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Bougainville und *H. angustifolium* Merr. von den Philippinen —, stellen die Scheinachsen keine reinen Typen dar, von denen der stets dekussierten Blattstellung wegen Schraubeln, Wickeln, Fächeln und Sicheln[1] in Betracht kommen, sondern gemischte Sympodien[2] der beiden ersteren Kategorien. Dabei dominiert bei *H. Hahlii* Rech. die Wickelverkettung, während bei *H. angustifolium* Merr. das Bild vom Schraubelsympodium beherrscht wird; dabei erreicht letzteres eine Anzahl von Sproßgenerationen, die weitaus über das hinausgeht, was bisher von Holzgewächsen bekannt ist. Ein gewiß berufener Autor, Ludwig Jost, konnte noch unlängst mit voller subjektiver Berechtigung auf die geringe Anzahl der in der Dendrologie erreichten Sproßgenerationen hinweisen: auf höchstens acht.[3] Hier aber konnten deren 34 nachgewiesen werden, eine Zahl, die allerdings in unserer einheimischen Baumvegetation wahrscheinlich auch erreicht wird, wenigstens lassen es die mir bis jetzt vorliegenden analytischen Resultate bestimmt erwarten. Im einzelnen muß ich namentlich auch mit Rücksicht auf die neue Art der graphischen Darstellung auf meine Arbeit »Über den Richtungswechsel der Schraubelzweige von *Hydnophytum angustifolium* Merr.« verweisen.[4]

Die eingangs erwähnten Knollen haben schon im 17. Jahrhundert die Aufmerksamkeit des Plinius Indicus erregt, wie ihn die Kaiserlich Leopoldinisch-Karolinische Akademie der Naturforscher offiziell nannte,[5] des hessischen Arztes Georg

[1] Die in einer Ebene entwickelten Sympodien dürften bei den beiden Gattungen kaum vorkommen; doch beschränken sie sich keineswegs auf mediane $^1/_2$-Stellung, sondern kommen — wohl stets in Kombination mit anderen Sproßfolgen — bei dekussierter Blattstellung vor. Sichelsympodien sind in unserer Familie beobachtet bei *Pelagodendron vitiense* Seem., vgl. Rud. Wagner, Morphologische Bemerkungen über *P. v.* Seem. (Ann. k. k. Naturhist. Hofmus., XXVIII, p. 40—47, 1914), kommen aber auch bei der Toddaliee *Phellodendron amurense* Rupr. und besonders schön bei *Staphylea pinnata* L. vor; ebenso bei der Akanthacee *Crossandra undulaefolia* Salisb.

[2] Vgl. R. Wagner in diesen Sitzungsber., Abt. I, Bd. 110, p. 46.

[3] »Über den Kampf ums Dasein« (Rektoratsreden der Univ. Straßburg, 1916), p. 6; erwähnt bei der Lärche 4, der Tanne 5, der Eiche 6, der Ulme 7, »und bei der Buche acht, nirgends mehr.«

[4] Diese Sitzungsber., Abt. I, Bd. 125 (1916).

[5] Nach Christian Gottl. Jöcher, Gelehrten-Lexikon, Bd. III, Sp. 3210 (1751).

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Eberhard Rumpf (1627—1706), nach der Sitte der damaligen Zeit latinisiert Rumphius. Erst 1750 erschien sein »Herbarium amboinense«, in dessen sechstem Folioband *Myrmecodia tuberosa* Jack als »Nidus germinans formicarum rubrarum« beschrieben und abgebildet wird,[1] während *Hydnophytum amboinense* Becc. in der noch nicht binären Nomenklatur »Nidus germinans formicarum nigrarum« heißt.[2] Daß die von den Ameisen bewohnten labyrinthartigen Gänge keineswegs von diesen hergestellt sind — »inhabited by ants and hollowed by them« sagt Jack —, hat Melchior Treub 1883 in seiner Arbeit »Sur le Myrmecodia echinata Gaudich.«[3] nachgewiesen, der zeigte, daß sie ohne jegliche Mitwirkung von Ameisen entstehen.

Noch vor Erscheinen der zitierten Angabe von Bentham und Hooker fil. hatte 1872 Teodoro Caruel seine »Illustrazione di una Rubiacea del genere Myrmecodia« veröffentlicht,[4] wobei er hinsichtlich der Spezies zu keinem sicheren Resultat gelangen konnte;[5] auf die Stellung der Blütenstände läßt er sich nicht weiter ein.

Genaueres erfahren wir erst durch Treub's oben zitierte Arbeit:[6] »Les fleurs prennent naissance dans des cavités de la tige; l'une sur l'autre, disposées par paires, ces cavités se trouvent à côté des écussons [Blattpolster]. Toutefois, ce n'est qu'à côté de certaines feuilles que l'on trouve de ces cavités florifères. Tandis que les feuilles sont disposées par paires alternantes, les paires de cavités florifères affectent une disposition spiralée, de la façon indiquée dans la figure 11, planche XXIV. Cette figure, schématique, représente une partie de la surface cylindrique de la tige, développée sur

[1] L. c., p. 119, tab. 55, fig. 2.

[2] W. Jack hatte sein *H. formicarum* mit dieser Art Rumpf's identifiziert, ein Irrtum, den erst 1884 Beccari durch Aufstellung und Abbildung seiner Art aufgeklärt hat (Piante ospitatrici, in Malesia, II, p. 138, tav. XXXII, f. 1—7).

[3] Ann. Jard. bot. Buitenzorg, vol. III, p. 129—159, mit pl. XX—XXIV.

[4] Nuovo Giorn. Bot. Ital., Vol. IV, p. 170—176, Tav. I.

[5] L. c., p. 176: »dovrà secondo ogni probabilità riferirsi alla *Myrmecodia tuberosa* Jack o *M. armata* Cand.«

[6] L. c., p. 156.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

un plan horizontal; les petits triangles sur les écussons indiquent les places d'insertion des feuilles; les cavités florifères sont teintées en noir.«

Auf die Wiedergabe der Treub'schen Abbildung darf hier verzichtet werden, um so mehr, als eine wesentlich übersichtlichere Darstellung bereits im folgenden Jahre von Odoardo Beccari veröffentlicht wurde, und zwar in seiner berühmt gewordenen Arbeit »Piante ospitatrici, ossia piante formicarie della Malesia e della Papuasia descritte ed illustrate da O. Beccari«.[1] Er bemerkt zu Treub's Abbildung: »La disposizione descritta da Treub è quella apparente; quella indicata dal mio diagramma mi pare la vera, ridotta a forma regolare.« Der Text ist sehr klar formuliert und mag daher verbaliter folgen.[2]

»Le infiorazioni non si trovano alla base di tutte le foglie, ma presso una sola di ogni verticillo. Data una foglia che porti infiorazioni, la foglia che si trova in eguale condizione di questa prima, è quella che le rimane più vicina nel verticillo immediatamente sovrastante, seguendo una spirale da destra a sinistra. Il terzo verticillo che porta le foglie in posizione eguale al primo, avrà pure una infiorazione, ma questa non sarà all'ascella della foglia che corrisponde esattamente sopra a quella prima da cui siamo partiti, e bisogna arrivare al quinto verticillo per trovarre un'altra, che si trovi in identica condizione della prima. Svolgendo in una superficie piana alcuni verticilli di foglie, queste si troveranno ordinate come nell'annesso diagramma (Fig. 10 [hier 1]), nel quale si potrà riscontrare quanto ho esposto. Le foglie *AAAA* non portano infiorazioni, quelle che ne portano sono le foglie *BBBB* ec. Si hanno quindi due spirali di foglie, una con infiorazioni ed una senza. Nel medesimo diagramma si vede pure, che ad una foglia *B* del verticillo N. 1, la foglia che le sovrasta nel verticillo N. 3, non porta infiorazioni, mentre ne è provvista quella del verticillo N. 5.«

Beide Autoren, Treub und Beccari, sind also darin einig, daß die Anordnung der Blütenstände eine spiralige ist,

[1] Malesia, vol. II, 1884.

[2] L. c., p. 180.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

damit auch die der begleitenden Blätter, sei es nun, daß letztere teils als Tragblätter angesprochen werden, teils als

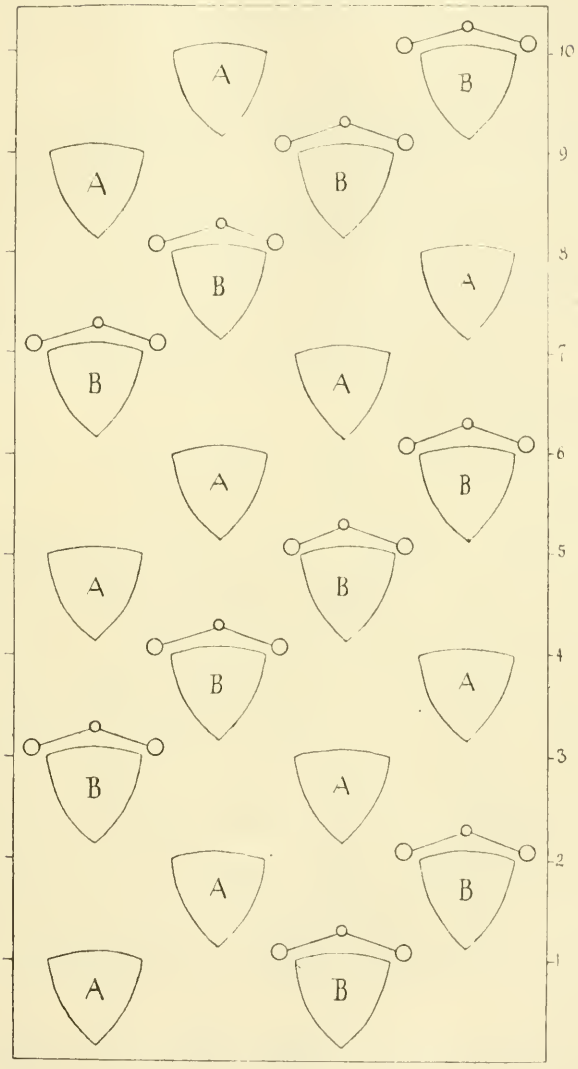

Fig. 1.

solche, die kein Achselprodukt stützen. Zweifellos ist das ein kasuistisch um so interessanteres Resultat, als im ganzen Bereich der Angiospermen mit ihren nahezu 300 Familien

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

ein solcher Fall nicht bekannt ist; die große Regelmäßigkeit der ganzen Anordnung scheint das Bedürfnis nach Gesetzmäßigkeit vollauf zu befriedigen, störend wirkt indessen die Frage, wie dieses Stellungsunikum zustande gekommen ist.

Damit kommen wir zu der weiteren Frage nach dem Aufbau verwandter Gattungen, somit als derjenigen, die zweifellos zu allernächst verwandt, ja von verschiedenen Autoren vereinigt ist, der Gattung *Hydnophytum* Jack.[1] Aufgestellt wurde sie in der nämlichen Arbeit wie *Myrmecodia* Jack; in historischer Beziehung darf ich auf meine im November 1916 erschienene Arbeit verweisen,[2] in der der Nachweis erbracht wird, daß entgegen allen bisherigen Beschreibungen der Aufbau ein sympodialer ist; im einzelnen muß auf genannte Arbeit verwiesen werden.

Da liegt nun ein entsprechender Interpretationsversuch bei *Myrmecodia* recht nahe.

In Fig. 2 ist das Beccari'sche Schema mit meist gekürzten Formeln versehen. Bezeichnen wir den untersten Blütenstand als den Abschluß der relativ ersten Achse mit $\mathfrak{X}_1$, die dem ersten Quirl angehörigen beiden Blätter aus Gründen, die wir bald kennen lernen werden, mit $\mathfrak{X}_1 \mathfrak{a}_s$, beziehungsweise $\mathfrak{X}_1 \mathfrak{a}_d$, so ist letzteres das Tragblatt eines Sprosses, der nach Produktion seiner beiden laubigen Vorblätter mit dem Blütenstand $\mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2}$ abschließt, wie dieser nach den Grundsätzen meiner Verzweigungsformeln[3] als Achselprodukt des Blattes $\mathfrak{X}_1 \mathfrak{a}_d$ zu benennen ist. Es bedarf eines gewiß geringen Maßes von Raumvorstellungsvermögen, um in dem scheinbar unterhalb $\mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2}$ inserierten Blatte das nach links fallende Vorblatt der zweiten Achse zu erkennen; man braucht sich nur das ganze Schema eingerollt zu denken, und zwar etwas weiter

---

[1] Trans. Linn. Soc., Vol. XIV, Part 1 (1823), p. 114.

[2] Rudolf Wagner, Über den Richtungswechsel der Schraubelzweige von *Hydnophytum angustifolium* Merr. Diese Sitzungsber., Bd. 116, Abt. 1 (1916), p. 373—385 mit 2 Taf.

[3] Der in diesen Sitzungsberichten l. c. p. 381 (1916) zuerst gebrauchte Ausdruck ist entsprechender als Infloreszenzformeln. Cfr. Schneider, Handwörterbuch, p. 328 (1905).

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

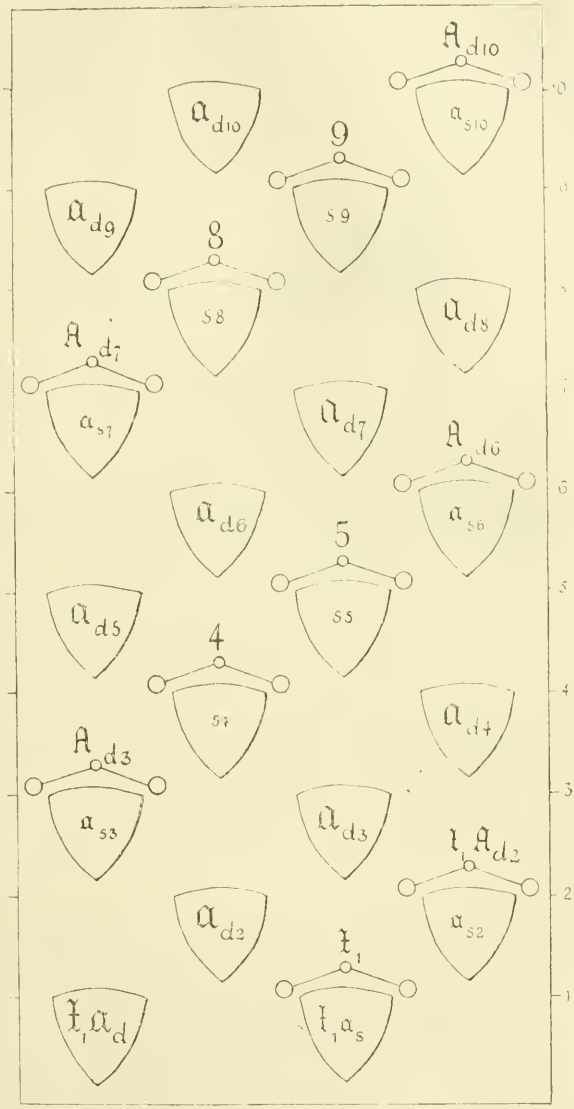

Fig. 2.

als bis die Ränder zusammenschließen, wie aus dem Verhalten der beiden mittleren scheinbaren Geradzeilen mit ihren scheinbaren Achselprodukten hervorgeht.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In der Figur sind die Formeln nur für die erste Achse ausgeschrieben, die anderen der Übersichtlichkeit halber so gekürzt, daß sie sich leicht ergänzen lassen. Dabei sind die wirklichen Tragblätter stets mit größerem $\mathfrak{a}$ bezeichnet, das in untenstehender Tabelle durch Fettdruck hervorgehoben sein mag. Es bedeutet somit

$\mathfrak{a}_{d2} \ldots\ldots\ldots \mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2} \mathfrak{a}_d$
$\mathfrak{a}_{s2} \ldots\ldots\ldots \mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2} \mathfrak{a}_s$
$\mathfrak{a}_{d3} \ldots\ldots\ldots \mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2} \mathfrak{A}_{d3} \mathfrak{a}_d$
$\mathfrak{a}_{s3} \ldots\ldots\ldots \mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2} \mathfrak{A}_{d3} \mathfrak{a}_s$
. . . . . .
$\mathfrak{a}_{d10} \ldots\ldots\ldots \mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2} \mathfrak{A}_{d3} \mathfrak{A}_{d4} \mathfrak{A}_{d5} \mathfrak{A}_{d6} \mathfrak{A}_{d7} \mathfrak{A}_{d8} \mathfrak{A}_{d9} \mathfrak{A}_{d10}$

oder, wie nach dem Vorgange in meiner zitierten Arbeit über *Hydnophytum angustifolium* Merr. besser geschrieben wird,[1] $\mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2-10} \mathfrak{a}_d$. Analog sind die Blütenstände, die hier der Einfachheit halber teilweise nur mit ihrem Generationsindex bezeichnet wurden, zu lesen: $\mathfrak{X}_1$, $\mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2}$, $\mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2} \mathfrak{A}_{d3} \ldots \mathfrak{X}_1 \mathfrak{A}_{d2-10}$.

Es ist leicht einzusehen, daß, wenn Richtungsindex, Blattzahl und Internodienlänge konstant sind, die Verbindungslinie der Blütenstände, somit auch diejenige der darunter befindlichen, also scheinbar fertilen, wie auch die der wirklichen Tragblätter eine Schraubenlinie darstellt, und es wird sich Gelegenheit bieten, kompliziertere einschlägige Erscheinungen in zwei systematisch ferne stehenden Familien, nämlich den Asklepiadaceen und Apocynaceen, zu beleuchten. Mit den Parastichen der monopodialen Achsen hat unsere Schraubenlinie nichts zu tun.

Mit dieser Interpretation erscheint also das vermeintliche morphologische Unikum auf eine längst bekannte Wuchsform reduziert, womit der Anschluß an *Hydnophytum* Jack wohl ganz wesentlich erleichtert ist, da die morphologische Isolierung als hinfällig bezeichnet werden muß. Das Beccari'sche Schema entspricht somit einem Schraubelsympodium. Ob von allgemeiner Gültigkeit für die Myrmecodien oder ob mit Komplikationen im Sinne der Arbeit über *Hydnophytum angustifolium* Merr., müssen weitere Untersuchungen lehren, für die der Weg somit geebnet ist.

[1] L. c., p. 378 ff.